红脂大小蠹后肠挥发性物质的鉴定、触角电位和室内趋向实验

闫争亮，方宇凌，孙江华，张钟宁*
（中国科学院动物研究所，农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100080）

摘要：对外来松树害虫红脂大小蠹 *Dendroctonus valens* LeConte 的信息化学物质进行了研究。通过 GC-MS 测定，鉴定出红脂大小蠹后肠挥发性物质中，除了含有松树挥发性物质 α-蒎烯、β-蒎烯、3-蒈烯、月桂烯和柠檬烯外，还含有马鞭草烯醇和马鞭草烯酮；利用触角电位技术，对马鞭草烯醇、马鞭草烯酮以及在林间引诱效果最好的 3-(+)-蒈烯进行了触角电生理测试；利用 Y-型双向选择嗅觉仪对这些物质进行了室内趋向实验。实验结果表明：1 μg 的马鞭草烯醇、马鞭草烯酮和 3-(+)-蒈烯引起雌雄触角的电位反应分别达 416 μV/470 μV、597 μV/630 μV 和 926 μV/1 099 μV。浓度为 1 μL/mL 的马鞭草烯酮引起红脂大小蠹的正趋向反应，而在 100 μL/mL 浓度下引起红脂大小蠹的负趋向反应；在 1 μL/mL 的浓度下，3-(+)-蒈烯引起了红脂大小蠹正趋向反应，而马鞭草烯醇则对红脂大小蠹具有驱避作用，说明这些物质在红脂大小蠹搜寻寄主和调节虫口密度方面起着重要作用。

关键词：红脂大小蠹；后肠挥发性物质；触角电位；趋向反应
中图分类号：Q965 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2004)06-0695-06

Identification and electroantennal olfactory and behavioral tests of hindgut-produced volatiles of the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera: Scolytidae)

YAN Zheng-Liang, FANG Yu-Ling, SUN Jiang-Hua, ZHANG Zhong-Ning* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: An exotic invasive pine pest, red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Scolytidae), was studied. GC-MS analysis confirmed the existence of verbenol and verbenone as well as the host volatiles (α-pinene, β-pinene, 3-carene, myrcene and limonene) in hindguts of the beetle. Verbenol, verbenone and 3-(+)-carene, the most effective attractant in field test, all elicited electroantennal responses in EAG (electroantennogram) test. Indoor olfactory tests with a Y-type tube were conducted. Verbenone was attractive to *D. valens* at 1 μL/mL, and its effect could parallel that of 3-carene; however, 100 μL/mL of verbenone was somehow repellent to the beetle. Verbenol was repellent to *D. valens* in all dosages.

Key words: *Dendroctonus valens*; hindgut volatiles; electroantennogram; taxis response

红脂大小蠹 *Dendroctonus valens* LeConte 属于鞘翅目小蠹科(Scolytidae)大小蠹属，是 20 世纪 80 年代由北美传入我国的一种松树害虫。在北美原产地，红脂大小蠹并不被认为是一种危险性的害虫，但入侵我国后，却成为极其重要的森林害虫。红脂大小蠹于 1999 年在山西省第一次暴发以后，迅速蔓延至山西大部和河南、河北、陕西的部分地区。红脂大小蠹在我国严重危害油松，引起油松林的大面积死亡，造成了严重的损失(李计顺等，2001；苗振旺等，2001)。在北美，红脂大小蠹主要在松树树干基部侵害寄主(Smith, 1971)，而在我国则可以深入到地面下 1～2 m 的树根取食(苗振旺等，2001)。在北美的加利福尼亚，(−)-β-蒎烯对红脂大小蠹的引诱作用最强烈，(+)-α-蒎烯和 3-(+)-蒈烯的引诱作用也很明显，月桂烯的引诱作用则很小(Hobson *et al.*, 1993)。在我国，3-(+)-蒈烯对红脂大小蠹的引诱作

基金项目：中国科学院知识创新工程重大项目(KSCXI-SW-13)；中国科学院知识创新工程项目(KSCX3-IOZ-04)
作者简介：闫争亮，男，1965 年 3 月生，博士，从事昆虫化学生态学和农药学研究
* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: zhangzn@ioz.ac.cn
收稿日期 Received: 2004-03-29；接受日期 Accepted: 2004-05-27

用最大，而(+)-α-蒎烯、(-)-β-蒎烯和月桂烯则没有明显的引诱效果(郭玉永等，2003)。这可能是我国与红脂大小蠹北美原产地不同的气候条件引起的，也可能是在经历了长时间后红脂大小蠹本身在生理上和行为上发生了变异。

小蠹科昆虫信息素产生的部位还不清楚，但已经从许多小蠹科昆虫的后肠提取物质和虫粪中发现了具有生物活性的物质(Seybod *et al*.，2000；Raffa，2001)。Vité 等(1964)认为，红脂大小蠹主要靠寄主松树的气味来确定其适宜的寄主。目前还没有发现红脂大小蠹存在集结信息素或性信息素，但红脂大小蠹在入侵我国后繁殖快、成灾快、传播快以及对寄主油松危害严重等特点，使人不得不考虑其化学通讯行为上与北美同种种群的差异。

为了弄清红脂大小蠹是否存在昆虫源的信息素，作者鉴定了我国红脂大小蠹后肠的挥发性物质，并测试了其触角电位和室内趋向反应，试图从昆虫化学通讯的角度来解释这个入侵种为什么比其北美同种种群更容易危害寄主松树。

1　材料和方法

1.1　红脂大小蠹后肠物质的收集

红脂大小蠹成虫，于 2003 年 7 月采自山西省晋中市榆次区庆城林场油松林。刨开由于雷击着火而砍伐的油松树桩的树根，从韧皮部小心取出刚刚羽化的成虫，连同部分树皮一起放在低温保温瓶中保存。回到室内后，通过辨别其是否鸣叫分辨雌雄，鸣叫的为雄虫，不鸣叫的为雌虫；然后将试虫引入事先用电钻钻出 30 个小孔(内径 0.5 mm)的新鲜带皮的松木段中，用高压聚乙烯薄膜包好，饲养至完全成熟(鞘翅由黄色完全变为深红色)。

解剖红脂大小蠹的成虫，对照 Diaz 等(1998)的结果确定其前肠、中肠、后肠和胃盲囊的位置。按照 Phillips 等(1989)的方法，将红脂大小蠹成虫从松木段中取出，立即解剖，切下其后肠及相关组织(部分中肠、马氏管和一些脂肪体)，放入预先准备的盛有 2 mL 冷却正戊烷的采样瓶中。每个采样瓶收集 50 个后肠，在冷却状态下放置 30 min，然后将提取液转移到另一个干净的采样瓶中，放置在冰箱中保存。雌、雄红脂大小蠹各采集 1 次。

1.2　气相色谱-质谱(GC-MS)条件

气谱条件：安捷伦 5890-Ⅱ气相色谱；使用 BP-20 毛细柱(50 m，0.25 mm × 0.25 μm)；无分流进样；起始温度 50℃，保持 2 min；5℃/min 升温到 200℃，然后以 20℃/min 升温到 220℃，保持 10 min。

质谱条件：安捷伦 6890 质谱仪；HP-INNOWAX 毛细柱(60 m，0.25 mm × 0.15 μm)；电子轰击源检测。其余条件同气谱条件。

1.3　触角电位(EAG)实验

使用 Syntech 生产的触角电位仪，包括：Syntech UN-06 直流/交流放大器；Syntech CS-05 刺激放大器；Syntech MP-15 微动操作仪；Syntech WILD，M3Z 双目实体显微镜；Syntech 分析软件。连续气体流量为 124 mL/min；刺激气体流量为 20 mL/min。调节刺激时间为 0.1 s。

将红脂大小蠹的触角迅速切下，将充有生理盐水(Kaissling)的毛细管(内含直径为 0.2 mm 的 Ag-AgCl 电极)的尖锐的一端插入触角端部正中，作为记录电极；在触角的基部插入另一个充有生理盐水的毛细管的尖端(内含直径为 0.2 mm 的 Ag-AgCl 电极)，作为参比电极。电极与 EAG 记录系统相连。

经 GC-MS 分析，红脂大小蠹后肠挥发性物质中含有 α-蒎烯、β-蒎烯、3-蒈烯、马鞭草烯醇和马鞭草烯酮等。考虑到林间试验中 3-(+)-蒈烯的引诱活性显著，我们测试了红脂大小蠹成虫对 3-(+)-蒈烯、马鞭草烯醇和马鞭草烯酮的 EAG 反应。将被测样品配制成 10 μL/mL、1 μL/mL、0.1 μL/mL、0.01 μL/mL、0.001 μL/mL 和 0.0001 μL/mL 的正己烷溶液。每次将 10 μL 的测试样品均匀地滴在滤纸条上，待溶剂挥发后，迅速将滤纸条放置在巴斯德吸管中，吸管末端连接刺激气体控制装置，保持每次刺激时间为 0.1 s，连续 2 次刺激的时间间隔为 30 s 以上。每头成虫的触角对同一个样品重复 3 次，记录触角电位反应数值最大的一次数值。每头试虫只测试一根触角，每个样品重复 5～8 根触角。

1.4　室内趋向反应测定

用我们自制的 Y-型双向选择嗅觉仪测定红脂大小蠹后肠挥发性物质的生物活性。将含有待测样品正己烷溶液的 5 mL 采样瓶放入用玻璃导管相连的 2 个串连广口瓶的其中一个中，作为气味源，另一个广口瓶与 Y-型管的一个支管($L = 10$ cm、$\varphi = 1$ cm)相连；在 Y-型管的另一个支管上也连接一组相同的串联广口瓶，但其中放入的 5 mL 采样瓶中只添加正己烷作为对照。嗅觉仪主干($L = 20$ cm、$\varphi = 1.5$ cm)一端与真空泵相连，供测试时抽气之用。

将供试红脂大小蠹成虫(一组 2 头)放入嗅觉仪中。用黑色聚乙烯膜覆盖整个嗅觉仪，以避免由于

红脂大小蠹的趋光性而引起实验误差。启动真空泵开始抽气，控制气体流速在 80 L/h 左右。5 min 后检查实验结果，如果试虫进入作为气味源的支管，记为正趋向；试虫进入作为对照的支管，则记为负趋向；用正趋向试虫数所占该次重复试虫总数的百分数来表示被测试样品的活性。每次测试使用同一批从野外取回经过饲养的成虫（30 ~ 60 头），对各样品进行一轮试验，作为一个重复。每个样品至少进行 5 个重复。经过一轮测试的试虫不再使用。

1.5　数据统计

利用 t-检验分析比较雌、雄红脂大小蠹的触角电位反应差异和室内趋向反应差异。

2　结果与分析

2.1　气相色谱-质谱分析结果

经过标准样品的质谱图和保留时间确定，红脂大小蠹的后肠挥发性物质的主要化学成分见图 1。红脂大小蠹雌雄成虫的后肠挥发性物质，没有明显差别，都含有(-)-β-蒎烯、(+)-α-蒎烯、3-(+)-蒈烯、月桂烯、柠檬烯等单萜烯类化合物以及马鞭草烯醇和马鞭草烯酮。有 3 个化合物的具体结构尚未最后确定，经分析其质谱数据，化合物 7 可能是一个类似二萜烯类的物质，化合物 9 和化合物 11 可能是含氧化合物。

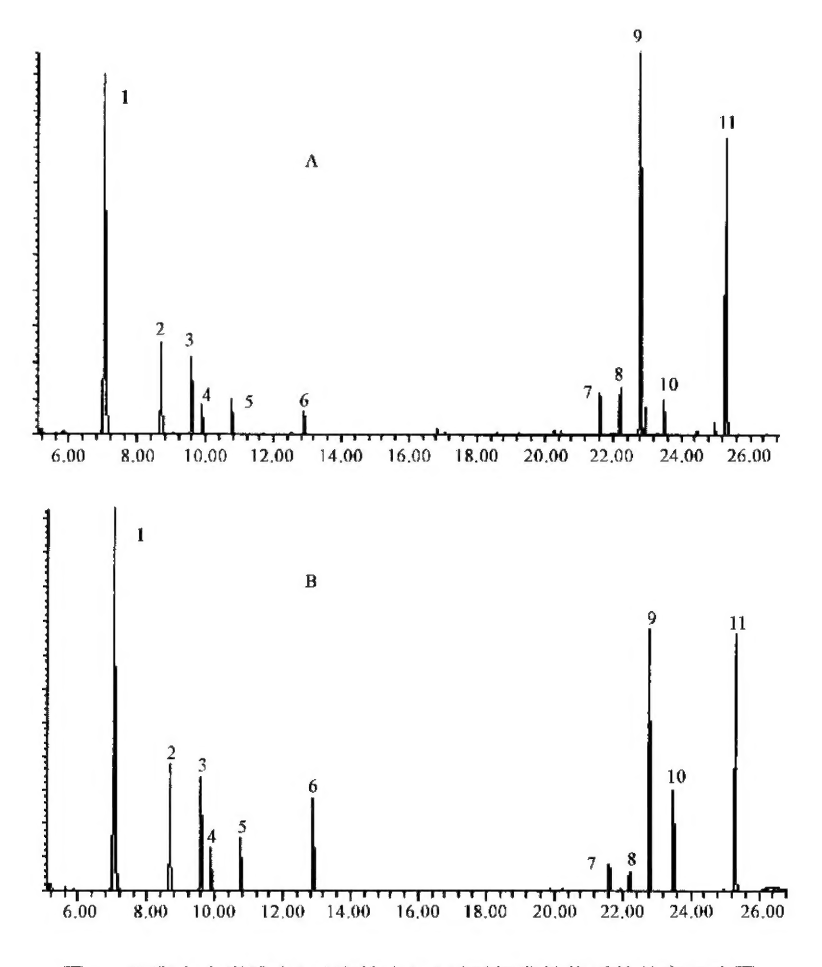


图 1　红脂大小蠹雌虫(A)和雄虫(B)后肠挥发性物质的总离子流图

Fig. 1　Total ion current chromatogram of volatiles from hindguts of female (A) and male (B) of *D. valens*

1: α-蒎烯 α-pinene; 2: β-蒎烯 β-pinene; 3: 3-蒈烯 3-carene; 4: 月桂烯 Myrcene; 5: 柠檬烯 Limonene; 6: (+)-4-蒈烯(+)-4-carene; 7, 9, 11: 未知物 Unknown; 8: 马鞭草烯醇 Verbenol; 10: 马鞭草烯酮 Verbenone. A: 峰面积相对比例 Peak area ratio = 100:24.5:18.8:7.8:8.6:9.0:8.9:11.4:75.4:7.6:58.4; B: 峰面积相对比例 Peak area ratio = 100:32.5:27.9:11.0:13.9:19.6:7.4:7.5:55.5:23.0:50.1.

2.2 触角电位实验结果

红脂大小蠹雌、雄成虫触角对不同气味的反应，如表 1 所示。

表 1 红脂大小蠹成虫对其后肠挥发性物质的触角电位反应（平均值 ± 标准差，微伏）

Table 1 Antennal responses of adult *Dendroctonus valens* to volatiles from its hindgut (mean ± *SD*, μV)

化合物样品 Sample		刺激剂量 Dosages					
		100 μg	10 μg	1 μg	0.1 μg	0.01 μg	0.001 μg
3-(+)-蒈烯	♀	1 529 ± 566 a	1 376 ± 643 a	926 ± 465 a	386 ± 271 a	196 ± 114 a	115 ± 50 a
3-(+)-carene	♂	1 505 ± 601 a	1 508 ± 708 a	1 099 ± 285 a	436 ± 151 a	291 ± 41 b	116 ± 31 a
马鞭草烯醇	♀	1 279 ± 543 b	677 ± 375 b	416 ± 215 b	224 ± 161 a	150 ± 44 c	68 ± 12 d
Verbenol	♂	1 398 ± 597 b	579 ± 261 b	470 ± 194 b	340 ± 187 a	68 ± 34 d	35 ± 22 c
马鞭草烯酮	♀	835 ± 186 c	751 ± 343 b	597 ± 295 bc	299 ± 203 a	136 ± 45 c	87 ± 49 b
Verbenone	♂	889 ± 408 c	852 ± 530 b	630 ± 258 c	420 ± 243 a	79 ± 13 d	39 ± 18 c

注：经 t-检验分析比较，同一列内具有不同字母的平均值差异水平显著（$P<0.05$）。
Notes: The different letters following the data indicate statistical significance at $P<0.05$ by Student's t-test.

由表 1 可知，3-(+)-蒈烯、马鞭草烯醇和马鞭草烯酮对雌、雄虫都能引起一定的触角电位反应。在刺激剂量为 1 μg 和 10 μg 时，3-(+)-蒈烯引起的电位值最大，其次是马鞭草烯酮，再次是马鞭草烯醇。在刺激剂量为 10 μg 和 100 μg 时，3-(+)-蒈烯与马鞭草烯酮引起的触角电位反应之间没有显著差异，可以认为此时触角对这些气味的反应已经达到了饱和。当刺激剂量减小时，各物质引起的触角电位反应都显著减弱。当刺激剂量为 0.01 μg 时，马鞭草烯酮和马鞭草烯醇引起的反应已经很弱，而 3-(+)-蒈烯还能引起一定的电位反应。当刺激剂量为 0.001 μg 时，3-(+)-蒈烯仍然引起不小的触角电位反应。

t-检验证明：在刺激剂量较大的情况下，雌、雄触角对同一剂量的 3-(+)-蒈烯、马鞭草烯醇和马鞭草烯酮的电位反应，没有性别上的差异。但是，在刺激剂量较小的情况下，雌雄触角的反应强度之间有明显的差别。在 0.01 μg 的刺激剂量下，3-(+)-蒈烯引起的雌虫的触角电位反应明显强于雄虫的触角电位反应（$P<0.01$），说明在较低气味浓度下雌虫触角比雄虫触角更为敏感。在 0.01 μg 的刺激剂量下，雄虫对马鞭草烯醇和马鞭草烯酮的触角电位反应强于雌虫的反应（$P<0.05$）。

2.3 室内趋向反应测定结果

红脂大小蠹成虫对单个气味的趋向反应，如图 2 所示。对混合气味的趋向反应，如表 2 所示。

在 1 μL/mL 正己烷溶液的条件下，3-(+)-蒈烯和马鞭草烯酮对红脂大小蠹成虫有明显的正趋向作用，但马鞭草烯醇则有驱避活性（负趋向作用）。雌、雄虫对 3-(+)-蒈烯的趋向反应没有显著差异；但对马鞭草烯酮的反应有显著差异（$P<0.05$），即相对于雄虫，马鞭草烯酮更容易引起雌虫的趋向反应。

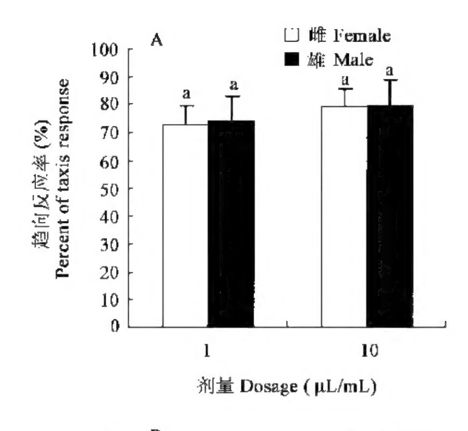
在 10 μL/mL 正己烷溶液的条件下，3-(+)-蒈烯对红脂大小蠹成虫的正趋向作用稍强，但雌、雄虫趋向反应之间差异不显著；马鞭草烯酮的正趋向作用则减弱。在 100 μL/mL 正己烷溶液的条件下，马鞭草烯酮对红脂大小蠹的雌、雄成虫都表现出明显的驱避作用，且对雌虫的驱避作用更大（$P<0.05$）。

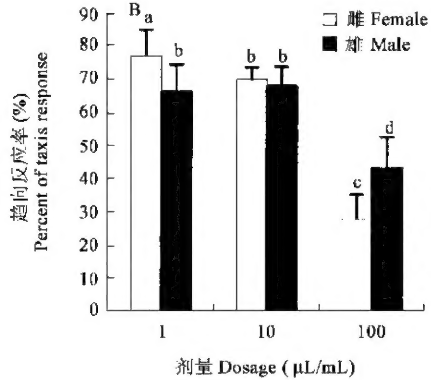
表 2 红脂大小蠹成虫对其后肠挥发性物质不同混合物的趋向反应（平均值 ± 标准差）

Table 2 Taxis responses of adult *Dendroctonus valens* to mixed volatiles from its hindgut (mean ± *SD*)

化合物样品 Sample	剂量（μL/mL） Dosage	正趋向率 Taxis（%）	
		雌虫 Female	雄虫 Male
3-(+)-蒈烯 3-(+)-carene	1	72.88 ± 6.44 aA	74.04 ± 8.63 aA
马鞭草烯醇 Verbenol	1	33.17 ± 6.46 cA	32.16 ± 4.87 cA
马鞭草烯酮 Verbenone	1	77.00 ± 7.88 aA	66.14 ± 8.69 bB
3-(+)-蒈烯 + 马鞭草烯醇 3-(+)-carene + verbenol (1:1)	1	59.61 ± 1.92 dA	55.24 ± 3.17 eB
3-(+)-蒈烯 + 马鞭草烯酮 3-(+)-carene + verbenone (1:1)	1	76.73 ± 4.78 aA	75.19 ± 8.48 aA
马鞭草烯醇 + 马鞭草烯酮 Verbenol + verbenone (1:1)	1	38.74 ± 14.31 cA	34.52 ± 12.74 cA
(+)-α- 蒎烯 + 马鞭草烯酮(+)-α- pinene + verbenone (1:1)	1	80.84 ± 3.6 aA	73.85 ± 11.13 bB
(−)-β- 蒎烯 + 马鞭草烯酮(−)-β- pinene + verbenone (1:1)	1	61.24 ± 6.44 dA	66.38 ± 8.5 bB

注：以进入气味源的蠹虫占试验蠹虫总数的百分数表示趋向反应大小；数据后不同小写字母表示同一列经过 t-检验分析差异显著（$P<0.05$），不同大写字母表示同一行经过 t-检验分析差异极显著（$P<0.01$）。
Notes: Taxis responses is denoted by percent of the beetles that entered the semiochemical origins; the different small letters following the data indicate statistical significance at $P<0.05$ by Student's t-test; the different capital letters following the data indicate significance at $P<0.01$ by Student's t-test.





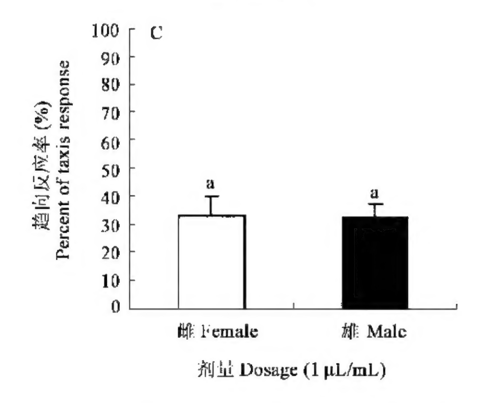


图2　红脂大小蠹对3-(+)-蒈烯(A)、马鞭草烯酮(B)和马鞭草烯醇(C)的趋向反应(平均趋向率±标准差)

Fig. 2　Taxis response of *D. valens* to 3-(+)-carene (A), verbenone (B) and verbenol (C) (mean ± *SD*)

以进入气味源的蠹虫占试验蠹虫总数的百分数表示趋向反应大小；相同字母代表统计上具有不显著差异(t-test, $P>0.05$)

Taxis responses is denoted by percent of the beetles that entered the semiochemical origins; means followed by the same letter are not significantly different (t-test, $P>0.05$).

由表2可见，3-(+)-蒈烯与马鞭草烯醇或马鞭草烯酮与马鞭草烯醇的1:1混合物比单独使用3-(+)-蒈烯或马鞭草烯酮对红脂大小蠹的引诱活性显著小($P<0.05$)，即马鞭草烯醇减弱了它们对红脂大小蠹的引诱作用。3-(+)-蒈烯和马鞭草烯酮混合物对红脂大小蠹雌虫的引诱并不比单独使用3-(+)-蒈烯或马鞭草烯酮更好；马鞭草烯酮和(+)-α-蒎烯混合并不能增加引诱红脂大小蠹雌成虫的活性；马鞭草烯酮和(-)-β-蒎烯混合则不如单独使用马鞭草烯酮时对红脂大小蠹雌虫的引诱活性($P<0.05$)。

雌、雄虫对混合物气味的趋向反应，也表现出性别的差异(表2)。3-(+)-蒈烯与马鞭草烯醇以及(+)-α-蒎烯与马鞭草烯酮的混合物对雌虫引起的趋向反应比对雄虫的大；而(-)-β-蒎烯与马鞭草烯酮的混合物气味，则引起雄虫的趋向反应较大。雌、雄成虫对其他混合物没有表现出性别差异。

3　讨论

本研究结果表明：在0.01 μg和0.001 μg的低刺激剂量下，3-(+)-蒈烯仍然能引起红脂大小蠹一定的触角电位反应；雌虫对0.01 μg的3-(+)-蒈烯的触角电位反应值明显大于雄虫的，说明在较低浓度气味下，雌虫触角比雄虫触角更敏感；1 μL/mL正己烷溶液的条件下，3-(+)-蒈烯引起了红脂大小蠹的正趋向反应。这些结果说明3-(+)-蒈烯在红脂大小蠹搜寻寄主过程中起着极其重要的作用。

Grégoire等(1991)发现红脂大小蠹的虫粪中有马鞭草烯酮，但没有就其活性进行实验。已有试验表明，一定释放速度的马鞭草烯酮能有效抑制树皮蠹虫对其寄主松树的侵袭(Byers *et al.*, 1989; Byers, 1993, 1995)。在我国山西和美国，使用马鞭草烯酮均能减少(+)-α-蒎烯、(-)-β-蒎烯和3-(+)-蒈烯混合物(1:1:1)诱捕红脂大小蠹的数目(Rappaport *et al.*, 2001; Sun *et al.*, 2003)。在小蠹虫与寄主的相互关系中，小蠹虫可以根据松树散发的气味来搜寻和确定其适宜栖息的寄主；而受到小蠹虫攻击的松树分泌的树脂，则对小蠹虫的侵害具有抵抗作用(Raffa and Berryman, 1983)。本研究结果表明，马鞭草烯酮在较高浓度(100 μL/mL)下对红脂大小蠹具有驱避活性，而在较低的浓度下(1 μL/mL)则具有引诱活性。在100 μL/mL的浓度下，马鞭草烯酮对红脂大小蠹雌虫的驱避活性强于对雄虫的；而在1 μL/mL的浓度下，对雌虫的引诱活性强于对雄虫的。分析健康的未受到红脂大小蠹侵害的油松韧皮部的气味，未发现有马鞭草烯酮存在。这个结果使得我们可以推测，马鞭草烯酮可能在一定程度上反映了松树对红脂大小蠹栖息的适宜性。腐朽的松树有较多的单萜烯转化为马鞭草烯酮和马鞭草

烯醇,预示着腐朽松树已经没有侵袭的必要了;而病弱的、受伤的松树有较少单萜烯转化为马鞭草烯酮和马鞭草烯醇,预示着这些松树对红脂大小蠹入侵的抗性减低。而红脂大小蠹的雌虫对马鞭草烯酮浓度的变化更敏感。在小蠹科昆虫对同一棵寄主进行侵袭过程中,昆虫信息素和寄主气味起着调节寄主上虫口密度的作用(Raffa, 2001),当寄主上小蠹虫的虫口密度较小时,小蠹虫释放的信息素主要起引诱作用,召唤更多的同种昆虫的到来,以共同克服寄主由于受到侵害而产生的抵御作用;当寄主上的虫口密度达到一定的阈值后,小蠹虫则释放出具有驱避作用的信息素,以通知后来者去别处寻找适宜的寄主。我们的另一种推测是,马鞭草烯酮和马鞭草烯醇在调节红脂大小蠹虫口密度上起着一定的作用。当寄主松树中虫口密度较小时,已经侵入的蠹虫需要更多的同伴来一起攻击寄主以减小其对蠹虫入侵的抵御作用;此时蠹虫释放的马鞭草烯酮的浓度较低,较低浓度的马鞭草烯酮和寄主释放的挥发性物质一起作用,吸引扬飞中的红脂大小蠹来对寄主进行协力攻击;当虫口密度足够大时,寄主中可供红脂大小蠹栖息的空间和可以取食的资源已经饱和,此时,蠹虫释放出较高浓度的马鞭草烯酮和马鞭草烯醇,以驱拒后来者。综上所述,红脂大小蠹能通过松树挥发性物质中的3-(+)-蒈烯等单萜烯、蠹虫本身产生的挥发性物质马鞭草烯酮的特定浓度来确定其适宜的寄主;同时,也可利用马鞭草烯酮和马鞭草烯醇的特定浓度进行虫口密度的调节。在红脂大小蠹搜寻其适宜寄主的过程中,雌虫更为主动。我们进行的只是初步的室内实验,这个理论的进一步确定,还有待深入的室内和林间试验。

致谢　实验中,得到山西省森防总站苗振旺先生的大力配合,山西省晋中市榆次区庆城林场为我们提供了试虫和部分实验场地。

参 考 文 献(References)

Byers JA, 1993. Avoidance of competition by spruce bark beetles, *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*. *Experientia*, 49: 272 - 275.

Byers JA, 1995. Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles. In: Carde RT, Bell WJ eds. Chemical Ecology of Insects 2. New York: Chapman and Hall. 154 - 213.

Byers JA, Lanne BS, Löfqvist J, 1989. Host-tree unsuitability recognized by pine shoot beetles in flight. *Experientia*, 45: 489 - 492.

Diaz E, Cisneros R, Zuniga G, Uria-Galicia E, 1998. Comparative anatomical and histological study of the alimentary canal of *Dendroctonus parallelocollis*, *D. rhizophagus*, and *D. valens* (Coleoptera: Scolytidae). *Annals of Entomological Society of America*, 91: 479 - 487.

Grégoire JC, Baisier M, Drumont A, Dahlsten DL, Meyer H, Francke W, 1991. Volatile compounds in the larval frass of *Dendroctonus valens* and *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae) in relation to oviposition by the predator, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Rhizophagidae). *Journal of Chemical Ecology*, 17: 2 003 - 2 019.

Guo YY, Wu GL, Liu WG, Miao ZW, 2003. Trapping effect and sex pheromone prescription of *Dendroctonus valens* LeConte. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 23(3): 216 - 219. [郭玉永,吴国礼,刘伟国,苗振旺,2003. 红脂大小蠹信息素配方研究及诱杀效果. 山西农业大学学报,23(3): 216 - 219]

Hobson KR, Wood DL, Cool LG, White PR, 1993. Chiral specificity in response by the bark beetle *Dendroctonus valens* to host kairomones. *J. Chem. Eco.*, 19: 1 837 - 1 846.

Li JS, Chang GB, Song YS, Wang YW, Chang BS, 2001. Management of red turpentine beetle. *Forest Pest and Disease*, 20: 41 - 44. [李计顺,常国彬,宋玉双,王艺伟,常宝山,2001. 实施工程治理,控制红脂大小蠹虫灾. 中国森林病虫,20: 41 - 44]

Miao ZW, Zhou WM, Huo LY, Wang XL, Fan JX, Zhao MM, 2001. Biology of *Dendroctonus valens* in Shanxi Province. *Shanxi Forestry Science and Technology*, 23: 34 - 37. [苗振旺,周维明,霍履远,王晓丽,范俊秀,赵明梅, 2001. 强大小蠹生物学特性研究. 山西林业科技,23: 34 - 37]

Phillips TW, Nation JL, Wilkinson RC, Foltz JL, 1989. Secondary attraction and field activity of beetle-produced volatiles in *Dendroctonus terebrans*. *Journal of Chemical Ecology*, 15: 1 513 - 1 531.

Raffa KF, 2001. Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems. *Chemoecology*, 11: 49 - 65.

Raffa KF, Berryman AA, 1983. The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological Monographs*, 53: 27 - 49.

Rappaport NG, Owen DR, Stein JD, 2001. Interruption of semiochemical-mediated attraction of *Dendroctonus valens* (Coleoptera: Scolytidae) and selected nontarget insects by verbenone. *Environmental Entomology*, 30: 837 - 841.

Seybold SJ, Bohlmann J, Raffa KF, 2000. Biosynthesis of coniferophagous bark beetle pheromones and conifer isoprenoids: evolutionary perspective and synthesis. *The Canadian Entomologist*, 132: 697 - 753.

Smith RH, 1971. Red turpentine beetle. USDA Forest Pest Leaflet 55. 8 pp.

Sun JH, Gillette NE, Miao ZW, Kang L, Zhang ZN, Owen DR, Stein JD, 2003. Verbenone interrupts attraction to host volatiles and reduces attack on *Pinus tabuliformis* (Pinaceae) by *Dendroctonus valens* (Coleoptera: Scolytidae) in the People's Republic of China. *The Canadian Entomologist*, 135: 721 - 732.

Vité JP, Gara RI, Scheller HDV, 1964. Field observation on the response to attractions of bark beetles infesting southern pines. *Contribution of the Boyce Thompson Institute*, 21: 461 - 470.

(责任编辑: 黄玲巧)